Studien am thierischen Ei.

I. Ovarialei und Eireifung von *Asterias glacialis.*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

der

philosophischen Facultät

der K. Ludwigs-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von

Max Hartmann.

Mit 2 Tafeln.

Jena,
Gustav Fischer.
1902.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548324_0102

Studien am thierischen Ei.

I. Ovarialei und Eireifung von *Asterias glacialis.*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

der

philosophischen Facultät

der K. Ludwigs-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von

Max Hartmann.

Mit 2 Tafeln.

CAD.
O.BAT.
BL.

Jena,
Gustav Fischer.
1902.

Abdruck

aus den

Zoologischen Jahrbüchern,

Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.

Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Giessen.

Fünfzehnter Band, 4. Heft, 1902.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Einleitung.

Die Absicht, mit der ich zuerst an die Untersuchung des thierischen Eies herantrat, war, die morphologischen und substantiellen Veränderungen der Nucleolen des Keimbläschens zu studiren, um dadurch zur richtigen physiologischen Deutung dieser Gebilde beizutragen. Während eine grosse Anzahl, hauptsächlich älterer Forscher, den Nucleolus oder Keimfleck in sehr nahe Beziehungen zum Chromatin brachten, indem sie direct aus ihm die Chromosomen entstehen liessen (O. Hertwig) oder denselben wenigstens als Bildungsherd der chromatischen Substanz betrachteten, wurde in neuerer Zeit diese Ansicht bestritten und diesen Gebilden nur mehr eine geringe Bedeutung zugemessen. Statt zum Aufbau oder doch zur Ernährung und zum Wachsthum der Chromosomen zu dienen, sollen sie im Gegentheil ein Abspaltungsproduct des Kerns sein, das noch während der Kernruhe oder doch zu Beginn der Mitose aus dem Kernraum entfernt wird. Diese letztere Ansicht ist hauptsächlich von Val. Häcker aufgestellt und in einer Reihe von Schriften vertreten worden. In seiner neuerdings erschienenen „Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre“ (1899) hat er dieselbe wiederum ausführlich zu begründen versucht und ihr den Namen „Kernsecret-Theorie“ beigelegt. Dieselbe hat in der That manches Verlockende für sich; vor allem bereitet sie den theoretischen Speculationen Boveri's (Continuitäts- und Individualitätshypothese der Chromosomen) und in Folge dessen auch der Theorie Weismann's keinerlei Schwierigkeiten. Dagegen steht sie nicht nur mit der ältern Darstellung von O. Hertwig (78), sondern auch mit neuern

Befunden im Widerspruch. So hat Rich. Hertwig (98) bei den Nucleolen von *Actinosphaerium eichhorni*, die aus Plastin und Chromatin bestehen, mannigfache Umlagerungen der beiden sie bildenden Substanzen und die schliessliche Entstehung der Chromosomen aus ihnen beschrieben. Im Laufe meiner Studien erschien dann noch die Aufsehen erregende Arbeit von Carnoy u. Lebrun (99), die an Tritoneneiern ähnliche Befunde lieferte.

Da somit für das Sonnenthierchen (und später auch für Wirbelthiere) der sichere Nachweis einer Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus erbracht war, schien es interessant und wichtig, beim Ei von Metazoen, besonders solchen Formen, die eine deutliche Zusammensetzung des Keimflecks aus zweierlei Substanzen aufweisen, die Untersuchung aufzunehmen und die Nucleolen aufs genaueste von ihrem frühesten Auftreten an zu verfolgen. Ich habe nun von einer Reihe von Formen, hauptsächlich aus dem Kreise der Mollusken und Echinodermen, die Ovarialstadien untersucht und von einer Form, nämlich von *Asterias glacialis*, welch günstiges Object seit O. Hertwig's (78) bahnbrechender Arbeit nicht mehr genauer studirt worden war, auch die Eireifung. Bei diesem Seestern konnte man das schliessliche Schicksal des Nucleolus aufs genauste verfolgen, und man gelangte dabei zu Resultaten, die im Grossen und Ganzen mit denen O. Hertwig's übereinstimmten. Das Wichtigste ist die Wiederbestätigung der Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus. In vielen Einzelheiten stimmen meine Befunde nicht mit denen dieses Forschers überein, was übrigens bei den ungenügenden Methoden der damaligen Zeit nicht anders zu erwarten war.

Leider liegen meine Untersuchungen über die Entwicklung der Ovarialeier noch nicht lückenlos vor. Daher werde ich, durch gewisse Umstände zu einem vorläufigen Abschluss dieser Arbeiten genöthigt, im Folgenden nur über meine Befunde bei der Eireifung von *Asterias* berichten, denselben jedoch eine kurze Beschreibung des Ovarialeies dieses Seesterns vorausschicken, wobei ich dann Gelegenheit haben werde, auf verschiedene interessante Thatsachen bei der Entwicklung der Ovarialeier kurz hinzuweisen.

Eine allgemeine und ausführliche Besprechung der Nucleolenfrage soll deshalb vorläufig unterbleiben und daher auch auf die Literatur dieser Frage nicht näher eingegangen werden. Wer sich für dieselbe interessirt, wird in den neuerdings erschienenen Arbeiten von Montgomery (99) und Obst (99) eine ausführliche Aufzählung und Besprechung finden.

Das Material an Ovarialeiern habe ich selbst während eines ca. 2monatlichen Aufenthalts an der russischen Zoologischen Station in Villefranche-sur-mer gesammelt und conservirt. Zur Fixirung wurde HERMANN'sche und FLEMMING'sche Flüssigkeit, vor allem aber Eisessigsublimat (5proc. Eisessig) und Pikrinessigsäure benutzt. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem Leiter der Station, Herrn Dr. DAVIDOFF, meinen wärmsten Dank auszusprechen für die freundliche Aufnahme und hülfreiche Unterstützung bei der Beschaffung und Verarbeitung des Materials. Die Eireifungsstadien von *Asterias* hatte mein verehrter Lehrer, Herr Prof. RICH. HERTWIG, aus Messina kommen lassen und mir zur Verfügung gestellt. Dieselben waren vorzüglich conservirt, theils in Sublimat, theils in Pikrinessigsäure, zwei vollständige Serien, die ganz mit einander übereinstimmten [1]). Für die freundliche Ueberlassung derselben, vor allem aber für die Anregung zu dieser Arbeit und das stets ihr entgegengebrachte Interesse fühle ich mich verpflichtet, meinen innigsten Dank hiermit zum Ausdruck zu bringen.

Bevor ich mit der speciellen Beschreibung beginne, will ich noch darauf aufmerksam machen, dass mir die Berlinerblau-Methode von LIST (97) vorzügliche Dienste geleistet hat. Ausser ihr wurden noch mit gutem Erfolg HEIDENHAIN'sches Hämatoxylin mit starker Karminvorfärbung und DELAFIELD's Hämatoxylin verwendet. Die von OBST (99) angegebene Methode, Methylgrün und Karmin, erwies sich als unzuverlässig, indem sie je nach der Dauer der Einwirkung verschieden wirkte und ausserdem feine Structuren leicht verdeckte.

Specieller Theil.

I. Ovarialei.

Ich beginne mit der Schilderung des Ovarialeies von *Asterias glacialis* am Schluss der Wachsthumsperiode. Leider besass ich gerade von diesem Seestern nur wenig Material. Denn bei meiner Ankunft am Meer (Ende Februar 1899) fand ich nur noch bei 2 Individuen einen Theil der Eier im Ovar vor; alle übrigen von mir geöffneten Exemplare — ihre Zahl belief sich auf etwa 100 — hatten dieselben schon sämmtlich entleert. Bei diesen beiden Exemplaren

1) Bei einem weitern Aufenthalt in Villefranche im Frühjahr 1901 habe ich selbst verschiedene Serien conservirt und auch lebend untersucht.

lagen nun die Verhältnisse folgendermaassen: das Keimbläschen ist an die Eioberfläche emporgerückt, wo es noch von einer mehr oder minder dicken Dotterschicht bedeckt bleibt. In dem Keimbläschen ist ein feines Liningerüst zu erkennen, in welches ein grosser und mehrere kleinere Nucleolen eingelagert sind (Fig. 1), Ausserdem liegen noch durch den ganzen Kernraum zerstreut Anhäufungen von Chromatin, theils in Form kleiner, nucleolusartiger Kugeln, theils in Form unregelmässiger Klümpchen. Es liegt also eine Vertheilung des Chromatins im Kerngerüst vor.

Den grossen Nucleolus werde ich im Folgenden Hauptnucleolus nennen, die kleinern Nebennucleolen. Ich verwende diese beiden Ausdrücke in derselben Weise wie Häcker (99) in seinem neuen Lehrbuch. Es soll damit keine substantielle Verschiedenheit der Nucleolen ausgedrückt werden, in welchem Sinne diese Begriffe von einigen Forschern gebraucht werden, sondern nur eine rein morphologische. Der bleibende Bestand während der ganzen Eientwicklung und die stetige Ueberlegenheit an Grösse gegenüber den kleinern Nebennucleolen, die während der Eientwicklung verschwinden und wieder auftauchen, scheint mir im vorliegenden und ähnlichen Fällen diese Benennung zu rechtfertigen. Auf eine allgemeine ausführliche Discussion der Nomenclatur der Nucleolen kann ich hier noch nicht eingehen.

Der Hauptnucleolus nun besteht aus zwei Theilen, was man schon am lebenden Object deutlich beobachten kann, wie es ja auch schon O. Hertwig (78) beschrieben hat. Man kann eine grosse, blasse Kugel wahrnehmen, der eine stärker lichtbrechende Partie aufsitzt oder auch zum Theil angelagert ist (Fig. 1). Behandelt man Schnitte von Ovarien mit der List'schen Berlinerblau-Methode (Schema 2), so erscheint die grosse Kugel in blassblauer Farbe, während der kleinere Abschnitt des Keimflecks dunkelblau gefärbt ist. Auch im Bau ist ein scharfer Unterschied zwischen beiden Theilen bemerkbar: der grössere zeigt ein deutliches Netz- oder wahrscheinlicher Maschenwerk, der kleine dagegen scheint homogen zu sein, wenigstens kann man mit unsern optischen Hülfsmitteln nichts von einem feinern Bau erkennen. Damit ist freilich nicht ausgeschlossen, dass er doch einen solchen besitzt, sondern es ist möglich und, wie wir später sehen werden, sogar wahrscheinlich, dass auch ihm eine derartige Beschaffenheit zukommt, die nur nicht mehr wahrnehmbar ist. Ich sagte oben, dass der Bau des grossen Theils des Keimflecks wohl eher wabig als netzig sei. Aus der Beobachtung vorliegender Ovarialeier allein würde ich es nicht wagen, mich mehr für die eine oder andere Art des Baues auszu-

sprechen. Aber bei Eireifungsstadien von *Asterias* zeigte sich der Keimfleck so offenbar wabig-vacuolig, dass die Vermuthung nicht ungerechtfertigt erschien, auch die Structur des Nucleolus beim Ovarialei möge derartig beschaffen sein[1]). Von Kunstproducten kann bei den geschilderten Verhältnissen nicht die Rede sein. Denn erstens lässt sich die Verschiedenheit der beiden Theile des Hauptnucleolus am lebenden Object beobachten, und dann handelt es sich ja bei der LIST'schen Methode um keine Färbung im gewöhnlichen Sinn, sondern um eine echt chemische Reaction. Färbt man die Schnitte nach der Vorbehandlung mit der zuletzt erwähnten Methode, auf die nur die Nucleolussubstanz reagirt, mit Boraxkarmin nach, so nimmt der grosse Abschnitt des Hauptnucleolus einen sehr schwach violetten, der kleine dagegen einen stark violetten, mehr zu Roth neigenden Ton an. Bei Anwendung von HEIDENHAIN's Hämatoxylin erscheint der grosse Theil in grauvioletter, der kleine in tief schwarzer Farbe. Andere Tinctionen, wie DELAFIELD's Hämatoxylin, Safranin etc., liefern ähnliche Unterschiede.

Die Nebennucleolen folgen in ihrem Verhalten Reagentien gegenüber dem grossen Abschnitt des Hauptnucleolus. Ihre Grösse und Zahl in den einzelnen Keimbläschen ist verschieden. Meist sind in jedem Kern 2—3 vorhanden. In einigen Fällen kam der grösste der Nebennucleolen an Umfang fast dem Hauptnucleolus gleich (Fig. 1). In einem einzigen, in Fig. 1 abgebildeten Falle zeigte derselbe eine, wenn auch noch etwas schwach ausgebildete Differenzirung der Nucleolussubstanz in zwei Partien, wie sie vom Hauptnucleolus oben beschrieben wurde. Alle übrigen Nebennucleolen besassen die Structur des grossen Theils des Hauptnucleolus, wobei höchstens die Maschen etwas enger und feiner waren als bei letzterm (Fig. 1).

Die oben geschilderten Befunde bei den Nucleolen deute ich folgendermaassen: Der grosse Abschnitt des Hauptnucleolus und ebenso die Nebennucleolen bestehen aus der Substanz der echten Nucleolen, dem Plastin, wie man dieselbe wohl am besten nach dem Vorgang von CARNOY, ZACHARIAS und RICH. HERTWIG nennt. O. HERTWIG gebraucht dafür den Ausdruck Paranuclein. Diese Substanz hat eine eigene Structur von vermuthlich wabiger Beschaffenheit. Ein derartiger Bau von Nucleolen wurde schon von mehreren Forschern beschrieben. So fand BÖHMIG (98) bei Nemertinen ähnliche Structuren, und RICH. HERTWIG constatirte bei *Actinosphaerium* auf gewissen Stadien einen solchen Zustand der Plastinsubstanz. Vor allem aber

1) Auch bei Ovarialeiern konnte ich mich später an anderem Material deutlich von dem wabigen Bau überzeugen.

stimmen die Befunde KORSCHELT's (95) am Keimfleck von *Ophryotrocha* und DOFLEIN's am Keimfleck von *Bdellostoma* (99) und an Nucleolen von *Noctiluca* (00) mit dem Verhalten bei *Asterias* überein. In dem kleinern Abschnitt des Hauptnucleolus haben wir wahrscheinlich eine sehr engmaschige Modification des Plastins zu erblicken. Dieser Theil ist aber noch, wie die oben geschilderten Tinctionen beweisen, sehr reichlich mit Chromatin erfüllt, während bei dem grossen Abschnitt chromatische Substanz nicht oder nur in sehr geringen Spuren vorhanden sein kann, und zwar fein vertheilt auf dem Maschenwerk. Was hier von dem Hauptnucleolus gesagt wurde, gilt in derselben Weise für die Nebennucleolen. Auch sie bestehen aus vermuthlich wabigem Plastin, das nur meist etwas feiner gebaut ist (engere Maschen) und fast kein Chromatin enthält.

Ich komme nun auf die Anordnung der Hauptmasse des Chromatins im Kern zu sprechen. Wie schon erwähnt, ist derselbe theils in Form kleiner nucleolusartiger Kugeln oder Kugelreihen, theils in Form unregelmässiger, oft zusammenhängender Klümpchen im Kerngerüst zerstreut. Mit der LIST'schen wie auch mit andern Methoden liess sich nun die interessante Thatsache feststellen, dass alle Chromatingebilde eine Grundlage homogenen Plastins besitzen. Nach Vornahme von Berlinerblaufärbung konnte man im Keimbläschen ausser den Nucleolen noch schwach blaue, meist etwas verschwommene, unregelmässig geformte Bildungen beobachten. Zuerst machte mich diese Wahrnehmung etwas irre an der Zuverlässigkeit der LIST'schen Methode, bis ich dann nach Anwendung von HEIDENHAIN's und DELAFIELD's Hämatoxylin zur Ueberzeugung kam, dass man es auch hier mit Plastinsubstanz zu thun habe, die als Grundlage des Chromatins dient (Fig. 1). Auch bei der Bildung der Chromosomen der ersten Richtungstheilung erkennt man, dass dieselben stets eine Grundlage von Plastinsubstanz aus dem Keimfleck mitnehmen (Fig. 4—14). In diesem Verhalten stimmt unser Seestern wiederum mit den Befunden RICH. HERTWIG's bei *Actinosphaerium* überein. Auch viele andere Forscher scheinen eine derartige Grundlage chromatischer Elemente beobachtet zu haben, wenigstens ist auf Abbildungen öfters derartiges zu erkennen. Daher scheint mir die Vermuthung nahe liegend, man habe es bei dieser Beziehung zwischen Plastin und Chromatin mit einem vielleicht weit verbreiteten Princip zu thun.

Die hier gegebene Schilderung der Kernverhältnisse der Ovarialeier von *Asterias* stimmt in manchem nicht mit der Darstellung überein, die O. HERTWIG davon gegeben hatte. Nach diesem Forscher

zeigt das Keimbläschen ausser dem Keimfleck nur ein „protoplasmatisches Gerüst", also keine Chromatinvertheilung auf letzterm und keine Nebennucleolen. Da nun auch meine frühesten Eireifungsstadien sich viel mehr diesen Befunden Hertwig's anschlossen, indem bei denselben im Kern immer nur ein Hauptnucleolus vorhanden war, der alles Plastin und Chromatin in sich vereinigte, so drängte sich mir die Vermuthung auf, dass das vorliegende Material keine normalen Zustände aufweise. Es stammte ja auch aus Ovarien, die ihre Eier schon fast vollständig entleert hatten. Man hätte demnach bei den oben geschilderten Verhältnissen das Auftreten von Nebennucleolen und die Vertheilung der chromatischen Substanz im Kern als Rückbildungserscheinungen solcher Ovarialeier aufzufassen, die aus irgend welchen Gründen zu lange in den Keimstöcken zurückgeblieben sind. Bei einem abermaligen Aufenthalt in Villefranche im Frühjahr 1901 erhielt ich normale, reife Eier in grosser Menge und fand daran meine Vermuthung bestätigt. Ich will daher jetzt noch eine Darstellung des normalen, reifen Ovarialeies beifügen, wobei ich mich kurz fassen kann.

In dem noch prall kugligen Keimbläschen dieser Eier befindet sich ausser einem feinen Liningerüst nur ein Nucleolus, in dem alles wahrnehmbare Plastin und Chromatin vereinigt ist. Auch hier lassen sich an dem Keimfleck zwei Theile unterscheiden, wovon der kleinere calottenartig dem grössern auf- oder angelagert erscheint. Hier konnte man sich nun aufs deutlichste von dem wabig-vacuoligen Bau des Plastins überzeugen. Schon am lebenden Ei nimmt man einige grössere Vacuolen wahr, vor allem in dem chromatinfreien Theil des Keimflecks, zuweilen aber auch in dem stark chromatischen. Diese Vacuolen hat auch schon O. Hertwig gesehen und auf tab. 6, fig. 1 und tab. 8, fig. 2 abgebildet. Die genauere Untersuchung ergab nun, dass der ganze Keimfleck einheitlich aus einem feinwabig-vacuoligen Plastin besteht, wobei hier und da eine grössere Vacuole vorkommt. Das Hervortreten des scheinbar besondern kleinern Theils wird hervorgerufen durch reichliche Einlagerung von Chromatin in demselben, wodurch auch dessen vacuolige Plastinunterlage zum Theil verdeckt wird. Dem eventuellen Einwand, die feine Wabenstructur sei Kunstproduct, kann ich die deutliche Wahrnehmbarkeit der grössern und mittlern Vacuolen am lebenden Object entgegenhalten, und zwischen diesen und dem feinern Wabenwerk kann man doch offenbar keinen Unterschied machen. Wir haben also, um es nochmals zu wiederholen, in dem Nucleolus

eine wabig-vacuolige Plastinkugel vor uns, in der eine Partie durch reichlichen Chromatingehalt kugelartig abgesondert erscheint.

Ich habe oben die Schilderung der anormalen Eier beibehalten, weil ein Vergleich mit dem normalen Ei einen Vorgang zu illustriren vermag, der bei der Entwicklung des Ovarialeies eine grosse Bedeutung zu haben scheint. Es spielen sich nämlich während derselben eine Reihe von Veränderungen im Kern ab, die hauptsächlich Chromatin und Plastin betreffen, wodurch die regen Wechselbeziehungen zwischen diesen beiden Zellsubstanzen zum morphologischen Ausdruck gelangen. Nach dem Vorgang von SCHAUDINN (99) kann man dieselben „vegetative Kernveränderungen" nennen im Gegensatz zu den reproductiven bei der Zellvermehrung. SCHAUDINN beschreibt unter obigem Namen bei *Trichosphaerium* einen vollkommen in sich geschlossenen Kreis von Umlagerungen, die während des sog. Ruhestadiums im Kern vor sich gehen. An denselben betheiligen sich bei diesem, den Amöben nahe stehenden Protozoon Linin und Chromatin, und sie bestehen in Maschenerweiterung des Gerüsts, Auflösung und Vertheilung des Chromatins im Kern und Wiederansammeln desselben zu einem Chromatinnucleolus. Bei *Actinosphaerium*, wo nach RICH. HERTWIG gleichfalls solche Veränderungen vorkommen, betheiligt sich daran in hervorragender Weise die Plastinsubstanz, von der SCHAUDINN noch nichts erwähnt. In noch weit höherm Maasse spielt diese Substanz eine Rolle bei den Entwicklungsvorgängen im Ovarialei der Metazoen, wo die „vegetativen Kernveränderungen" vermuthlich eine weite Verbreitung besitzen.

Bei dem normalen Ovarialei sahen wir alles Plastin und Chromatin im Nucleolus vereinigt. Werden nun die Eier länger im Ovar zurückbehalten, so tritt der grössere Theil des Chromatins mit einer Plastinunterlage aus dem Keimfleck heraus und zerstreut sich im Kern. Auch reine Plastinkügelchen lösen sich ab und verbreiten sich als einzelne Klümpchen oder ballen sich zu einigen Nebennucleolen zusammen. Wir haben also dieselben Vorgänge vor uns, die wir als „vegetative Kernveränderungen" bezeichnet haben. Solche Veränderungen, d. h. eine Vertheilung des Chromatins im Kern und hierauf eine Wiederansammlung desselben im Keimfleck, konnte ich auch bei jugendlichen Eierstockseiern von *Asterias* beobachten. Befunde von OSC. HERTWIG bei *Ascaris*, von KORSCHELT (95) bei *Ophryotrocha*, von OBST (99) bei Mollusken und Spinneneiern, vor allem aber die neuen Resultate von CARNOY u. LEBRUN (99) an Tritoneneiern deuten auf eine weite Verbreitung derartiger vegetativer Kernveränderungen bei der Oo- und

Spermatogenese der Metazoen hin. Mir selbst gelang es, mehr oder minder vollständig bei einigen andern Echinodermen und etlichen Mollusken diese Vorgänge festzustellen. Besonders zwei Ophiuren (*Ophiura laevis* und *Ophioglypha lacertosa*) sowie die pelagische Schnecke *Phyllirhoe bucephala* boten solche Befunde in sehr augenfälliger Weise, wobei sich auch innerhalb des Nucleolus complicirte Veränderungen vollzogen. Meine Untersuchungen hierüber sind noch nicht zum Abschluss gelangt, sie sollen vor allem noch durch Beobachtungen und Experimente am lebenden Ei vervollständigt werden, wodurch vielleicht ein Einblick in die ursächlichen Bedingungen gewonnen werden kann. Da jedoch diese Vorgänge bei der Entwicklung des Ovarialeies gewisse logische Beziehungen zeigen zu der jetzt zu schildernden Ausbildung der Chromosomen und dadurch als weitere Stütze für die sich daraus erschliessenden Ansichten dienen können, so hielt ich es für angebracht, schon hier darauf hinzuweisen.

II. Eireifung.

Zum Studium der Richtungskörperbildung ist *Asterias glacialis* ein äusserst günstiges Object. Denn bekanntlich hat man es bei diesem Seestern ganz in der Hand, sich vollständige Entwicklungsserien derselben zu verschaffen. Entleert man nämlich der Reife nahe stehende Eier in Meerwasser, so beginnt ohne weiteres die Vorbereitung der ersten Richtungstheilung. Man kann dann den ganzen Process am lebenden Ei unter dem Mikroskop verfolgen und die wichtigen Stadien im geeigneten Moment fixiren. Um so mehr ist es daher zu verwundern, dass dieses günstige Object seit den Untersuchungen von O. Hertwig und Fol, also seit 25 Jahren, nicht mehr genauer studirt worden ist.

Die Bildung der 1. Richtungsspindel vollzieht sich bei ungestörter Entwicklung in ca. 1 Stunde, von der Entleerung der Eier ins Wasser an gerechnet. Bei einer Reihe von Serien, die Herr Prof. Hertwig im letzten Winter von verschiedenen Mittelmeerstationen hatte kommen lassen, war während dieser Zeit die Entwicklung nicht oder kaum vor sich gegangen. Die gleiche Erfahrung machte ich darauf im Februar dieses Jahres (1901) in Villafranca, fand aber, dass sich die Eier entwickelt hatten, nachdem ich sie 12 Stunden und mehr im Zimmer in Meerwasser hatte stehen lassen. Schuld daran war die für Mittelmeergegenden abnorm kalte Witterung dieses Winters. Denn als ich nun Versuche mit warmem Wasser im geheizten Zimmer vornahm, begannen die Eier sich zu entwickeln, und es stellte sich dabei

heraus, dass dies von dem Moment an geschieht, wo die das Ei im Ovar umgebende Gallertschicht unsichtbar wird. Bei normaler Temperatur nun quillt die gallertige Zone sehr rasch und ist in wenigen Minuten verschwunden, während sich dieselbe bei zu kalter Temperatur Stunden lang erhält, wodurch die Entwicklung sehr hinausgeschoben wird oder selbst ganz unterbleibt. Es wäre daher am richtigsten, die Zeitangaben bei den Entwicklungsvorgängen vom Punkte des Verschwindens der Gallertzone an zu machen. Da dies jedoch normaler Weise immer mit der Entleerung ins Wasser zeitlich fast zusammenfällt und die folgenden Befunde nur an solchen normalen Serien gewonnen sind, werde ich die Zeit immer von der Entleerung der Eier ins Wasser an rechnen.

In den ersten 10—20 Minuten stimmen die Eier bezüglich der allgemeinen Bauverhältnisse mit den Ovarialeiern noch ziemlich überein. Wie dort liegt in dem der Eioberfläche stark genäherten Keimbläschen der grosse Nucleolus, wobei nur die Membran des Keimbläschens nicht mehr prall gespannt, sondern hier und da etwas eingebuchtet ist. Wie dort ist in dem Keimfleck alles zur Wahrnehmung gelangende Plastin und Chromatin vereinigt, wie dort besteht er aus einem feinen, wabig-vacuoligen Plastin mit einigen grösser ausgebildeten Vacuolen. Dagegen hat sich die Chromatinvertheilung in dem Nucleolus verändert. Während es früher calottenartig am Rande des Keimflecks zusammengeballt war, ist es jetzt mehr in die Mitte desselben gerückt. Zuweilen ist es auch hier noch auf einen kugelförmigen Raum zusammengedrängt, und solche Bilder haben offenbar Osc. Hertwig veranlasst, von einem „soliden, runden Körper" zu reden, der die Mitte des Keimflecks einnimmt. Den schmalen Zwischenraum jedoch, der ihn umgeben soll und wonach er in einer centralen Vacuole läge, kann ich mir nur als Kunstproduct erklären (Hertwig, tab. 6, fig. 2, und tab. 8, fig. 5). Im Allgemeinen zeigt das Chromatin die Tendenz, grössere Verbreitung im Nucleolus einzunehmen. Indem daher nach der Peripherie zu die chromatische Substanz strahlenförmig sich auf den Maschen ausbreitet, entstehen unregelmässige, verästelte Figuren, wie man sie allgemein innerhalb der ersten 30 Minuten im Keimfleck beobachten kann (Fig. 3).

Während nun der Keimfleck innerhalb der ersten halben Stunde in dieser Beschaffenheit verharrt, sind inzwischen andere Veränderungen im Keimbläschen vor sich gegangen. Die Kernmembran hatte, wie schon bemerkt, ihr pralles Aussehen verloren und sich verschiedentlich eingebuchtet. Nun bemerkt man nach etwa 20—30 Minuten an der

der Eioberfläche zugekehrten Seite eine grössere Einbuchtung, die immer mehr gegen das Kerninnere vordringt. Die Kernmembran selbst wird an dieser Stelle schon frühzeitig undeutlich. Zwischen 30 und 40 Minuten kann man an dieser Einbuchtung eine feine Plasmastructur beobachten, die von einem Centralkörperchen ausgeht. (Letzteres wurde von einem andern Schüler des Münchener Instituts, Dr. Trinchese, zum Gegenstand einer Arbeit gemacht, die demnächst erscheinen wird.) Die Plasmastrahlung wird rasch deutlicher, und die Kernmembran löst sich an der Stelle ihres Auftretens auf. Kern- und Zellplasma fangen an sich mit einander zu vermischen, und die Strahlung tritt in Beziehungen zum Nucleolus. Während dieser nämlich im Ovarialei ungefähr in den ersten 20 Minuten eine ganz unbestimmte Lage im Keimbläschen einnahm, ist er, wo er nicht bereits schon so lag, inzwischen an die Eioberfläche in die Nähe der Strahlung gerückt. Hier haben sich nun zwischen 30 und 40 Minuten verschiedene Veränderungen an demselben vollzogen. Vor allem hat er seine kuglige Gestalt verloren, er ist entweder ellipsen- oder birnartig verlängert (Fig. 4 u. 5) — in Bezug auf die Strahlung orientirt — oder er ist in die Breite gezogen (Fig. 6 u. 7). Mit dieser Gestaltänderung ist auch eine Aenderung in seinem Bau vor sich gegangen. Während nach 30 Minuten der Wabenbau des Plastins, mit Ausnahme weniger grösserer Vacuolen, aus gleichen feinen Bläschen bestand, herrscht jetzt mehr Mannigfaltigkeit und Unregelmässigkeit nach Grösse und Gestalt derselben, wobei das zahlreiche Vorkommen mittelgrosser Vacuolen auffällt. Ein Vergleich von Fig. 2 u. 3 mit Fig. 4 u. 5 zeigt diesen Unterschied deutlich. Es ist wahrscheinlich, dass diese Veränderung im Bau des Keimflecks nach Art einer Function von der Gestaltveränderung desselben abhängt. Vor allem aber hat jetzt die chromatische Substanz ihre Tendenz, sich im Keimfleck feiner und auf einen grössern Raum zu vertheilen, weiter verfolgt. Nach einer halben Stunde ist die Chromatinmasse, obwohl sie schon stark verästelt ist, noch so dicht gelagert, dass sie sich als deutliche Figur vom Plastinnucleolus abhebt (Fig. 3). Indem nun die einzelnen Chromatinkörnchen gegen die Peripherie des Nucleolus zu wandern und sich auf dem Maschenwerk fein vertheilen, verliert sich der Anblick eines aus zwei Theilen bestehenden Nucleolus, der dadurch ein mehr einheitliches Aussehen gewinnt. Nur um die jetzt häufiger vorhandenen, grössern Vacuolen, die meist in der Mitte zusammenliegen, ist die chromatische Substanz noch dichter gelagert, wodurch sie sich scharf vom Vacuoleninhalt abhebt (Fig. 4, 5).

Während derselben Zeit hat sich, wie schon bemerkt, die Kernmembran an der Stelle des Auftretens aufgelöst, und diese ist bis an den Nucleolus herangerückt. Jetzt beginnt die Bildung der Chromosomen, indem sich Chromatinkörner bald einzeln, bald in Klumpen oder Reihen vereinigt, von dem Nucleolus loslösen und in die Strahlung übertreten. Die chromatischen Elemente halten an dem, schon bei der Schilderung des Ovarialeies besprochenen Princip fest und nehmen bei diesem Ueberwandern stets eine Grundlage von Plastinsubstanz mit. Dieses Plastin aber hat stark an Farbintensität verloren und erscheint vollkommen homogen. Während des ganzen Processes der Chromosomenbildung sieht man nun im Bereich der Strahlung auf der dem Nucleolus zugekehrten Seite hier ein kleines Plastinklümpchen mit einem Chromatinkorn in der Mitte, dort eine grössere, unregelmässige, wolkenartig erscheinende Plastinansammlung, in der 3, 4 und mehr solcher zum Theil noch verschmolzenen Körner zusammenliegen, oder ein verschwommener Plastinstreifen, in dem die Körner in einer Reihe hinter einander gelagert sind.

Diese häufig auftretenden Chromosomenreihen sind es jeden Falls, die Osc. Hertwig zu der Ansicht gebracht haben, die vorher im Centrum gelegene, dichtere Substanz — darunter ist das Chromatin zu verstehen — nehme allmählich eine keulenförmige Gestalt an und wachse schliesslich als Stäbchen in die Strahlung hinein, wo es dann in einzelne Theile zerfalle. Die Betrachtung von Totalpräparaten liefert in der That diesen Eindruck. Genauere Untersuchung zeigt dagegen, dass die chromatische Substanz keineswegs im Zusammenhang als einheitliches Stäbchen in die Strahlung hineinwächst. Sie ist ja auch bei diesen Stadien auf dem Maschenwerk des Nucleolus fein vertheilt und tritt eben ohne besondere Regelmässigkeit, wie es sich gerade trifft, in einzelnen Theilen mit ihrer Plastinunterlage in die Strahlung über, wobei sie sich erst kurz vor oder während der Loslösung vom Nucleolus zu deutlichen Klümpchen verdichtet. Dass dabei Reihen von Chromosomen in mehr oder minder innigem Zusammenhang zur Beobachtung gelangen, erscheint bei der ihnen zukommenden Plastinunterlage leicht verständlich. Mit alleiniger Ausnahme eines hier und da vorkommenden, frühzeitigen Zerfallens des Nucleolus in einzelne Gruppen, vollzieht sich nach O. Hertwig das Uebertreten der chromatischen Substanz in die Strahlung stets auf dem Wege der hier besprochenen, scheinbaren Stäbchenbildung. Auch dies ist keineswegs der Fall, sondern, wie schon oben mitgetheilt, lösen sich auch einzelne Chromosomen und Chromosomenklumpen vom Keimfleck ab, und dies ist nach meinen Beobachtungen sogar die Regel.

Im Folgenden will ich nun des genauern die Art und Weise der Chromosomenentstehung an der Hand der Abbildungen erläutern. Fig. 4 zeigt uns, wie ein einzelnes Chromosom gerade im Begriff ist, sich vom Nucleolus abzulösen. An dem birnartig zugespitzten Ende desselben hat sich chromatische Substanz zu einem Korn verdichtet. Direct dahinter ist das Plastin lichter geworden, und an dieser Stelle wird offenbar die Verbindung mit dem Keimfleck gelöst. Derselbe Fall ist auf Fig. 9 und sehr deutlich auf Fig. 15 zu sehen. Immerhin ist dieser Modus verhältnissmässig selten, nur hier und da kann man in nächster Nähe der Nucleolen ein einzelnes getrenntes Chromosom beobachten, z. B. auf Fig. 6, 7 und 13. Am häufigsten ist die Abtrennung eines mehr oder minder grossen Brockens von Plastin, dessen Chromatin sich zu mehreren, manchmal noch verbundenen Körnern verdichtet hat. Bei dem sehr frühen Stadium der Fig. 4 liegt der einzige bis jetzt abgelöste Brocken in nächster Nähe des Keimflecks und enthält 4 oder 5 Chromosomen. Auf Fig. 5 liegt die Gruppe schon weiter vom Nucleolus entfernt, und die einzelnen Körner beginnen schon aus einander zu rücken. Hier ist daher deren Herkunft aus dem Keimfleck nicht ohne weiteres erkennbar. In vielen andern Fällen aber kann man beobachten, dass die Gruppe durch eine breite Plastinbrücke noch mit dem Keimfleck verbunden ist, und derartige Bilder liefern wohl den überzeugendsten Beweis für die Abstammung der Chromosomen aus dem Nucleolus (Fig. 8 u. 10—14). Reihen zusammenhängender Chromatinkörner sind auf Fig. 7, 10 und 13 abgebildet. Bei den Figg. 10 und 13 befinden sich die letzten Chromosomen noch im Zusammenhang mit dem Nucleolus und bilden dadurch den sichern Hinweis auf die Herkunft der ganzen Reihen. Dieselben sind auf Fig. 7 und 10 verschiedentlich geknickt, und an einer Stelle ist ihre Plastinverbindung unterbrochen. Dies pflegt bei den Reihen sowohl als bei den unregelmässigen Gruppen kurze Zeit nach der Loslösung von dem Keimfleck allgemein vor sich zu gehen. Die einzelnen Chromosomen rücken dann aus einander und liegen getrennt für sich oder 2, 3 vereinigt in dem Strahlensystem zerstreut, wie auf den Figg. 4—14 überall zu sehen ist. Nach der obigen Darstellung könnte man meinen, die Loslösung der Chromosomen vollziehe sich stets nach einander an derselben Stelle des Keimflecks. Das ist jedoch nicht der Fall. In Fällen, in denen — wie in Fig. 4, 5, 9, 13 — der Nucleolus in die Länge gezogen ist, mag dies vielleicht zu Anfang des Processes derart vor sich gehen; wenn jedoch der Keimfleck quer zur Strahlung gelagert ist (Fig. 6—8), so geschieht

offenbar von Anfang an das Ueberwandern chromatischer Substanz an mehreren Stellen zugleich.

Durch die stets fortschreitende Abgabe von Chromatin- und Plastinelementen verliert der Nucleolus allmählich an Grösse und Farbintensität, wobei er auch seine Gestalt verändert. Seine Oberfläche wird unregelmässig bucklig (Fig. 10), gegen die Strahlung zu wird er oft in langen Lappen ausgezogen (Fig. 13—15). Sehr häufig zerfällt er in zwei und mehr Theile (Fig. 8, 11 u. 12), was — wie im Falle Fig. 8 — schon auf sehr frühem Stadium geschehen kann. Aus den Theilstücken entwickeln sich die Chromosomen in ganz derselben, verschiedenartigen Weise, wie sie oben geschildert wurde. In den Anfangsstadien hob sich die chromatische Substanz besonders in der Umrahmung der grössern Vacuolen stark ab, weil sie dort dichter eingelagert war. Zuweilen war sogar noch eine gewisse, unregelmässige chromatische Figur erkennbar, gleichfalls durch deren dichte Lagerung hervorgerufen (Fig. 6 u. 7). Diese starken Unterschiede haben sich allmählich gleichfalls ganz verwischt, weil eben die chromatische Substanz ausgewandert ist. Ein Zustand, in dem alle diese Veränderungen schon so weit gediehen sind — die Chromosomenbildung ist fast vollendet — zeigen die Figg. 13—15. Auf Fig. 13 ist in dem der Strahlung zunächst liegenden Theil ausser dem eben sich ablösenden Chromatinkorn keine chromatische Substanz mehr im Nucleolus vorhanden. Derselbe weist zwei lange Fortsätze fein vacuoligen Plastins auf, zwischen denen sich eine äusserst schwach gefärbte, homogene, plastinöse Substanz befindet, wohl das Ueberbleibsel der hieraus entstandenen Chromosomen. Der dem Einnern zugekehrte Theil zeigt grössere und stärker umrandete Vacuolen, weil hier auf dem Maschenwerk sich noch Spuren chromatischer Substanz befinden. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Fig. 14 u. 15, wie deren Betrachtung von selbst ergiebt.

Wenn die genügende Menge Chromatin aus dem Nucleolus in die Strahlung hinüber befördert ist, d. h. wenn die bestimmte Anzahl von Chromosomen gebildet ist, was bei Fig. 15 wahrscheinlich nach Lostrennung des an der Spitze des Nucleolus liegenden Chromatinkorns vollzogen ist, verliert der Nucleolus seine zuletzt meist unregelmässig lappige Gestalt und rundet sich wieder zu einer Kugel ab. Gleichzeitig rückt das Strahlungssystem von ihm ab, so dass er jetzt ganz im Plasma liegt; er besitzt noch immer den wabig-vacuoligen Bau, vielleicht befindet sich auch noch ein Rest von chromatischer Substanz auf seinem Maschenwerk (Fig. 16 u. 17).

Der ganze Vorgang der Bildung der Chromosomen, der hiermit zu Ende ist, vollzieht sich ungefähr innerhalb 20 Minuten, so dass man also nach Ablauf einer Stunde meist Stadien antrifft, wie sie in Fig. 16 und 17 wiedergegeben sind. Während dieser Zeit ist auch die Kernmembran vollständig zur Auflösung gelangt, und Kern- und Zellplasma haben sich mit einander vermengt. Das Erstere hat sich gewöhnlich schon nach 50 Minuten vollzogen. Nach dieser Zeit ist der Keimfleck nur noch von einer immer schmäler werdenden Schicht ehemaligen Kernplasmas umgeben, welche stärker gefärbt erscheint als das Zellplasma, aber allmählich in letzteres übergeht (Fig. 12—15). Spuren des Kernplasmas nimmt man noch wahr zu einer Zeit, wo Strahlung und Nucleolus schon ganz getrennt liegen, also noch nach 1—$1^1/_2$ Stunden (Fig. 16, 17).

Auf eine Erscheinung muss ich noch aufmerksam machen, die während des ganzen Processes auf allen Präparaten zu beobachten war. Es befand sich nämlich um den Nucleolus herum stets ein heller, structurloser Hof. Nur an der Stelle, wo die Strahlung an den Keimfleck herantrat, war er von dieser unterbrochen (Fig. 4—14). Später, wenn der Nucleolus schon ganz im Plasma liegt, ist dieser Hof immer noch wahrnehmbar. Er ist allerdings jetzt viel schmäler und umgiebt ihn ganz. Am wahrscheinlichsten ist diese Bildung als Folge von Schrumpfungen bei der Conservirung anzusehen. Der Umstand aber, dass dieser helle Raum nicht vorhanden ist an der Stelle, an der die Strahlung angrenzt, ist wohl auf die starken Anziehungskräfte zurückzuführen, die an dieser Stelle wirken.

Während der ganzen Zeit, innerhalb welcher im weitern Entwicklungsgang die Spindelfigur ausgebildet und der 1. Richtungskörper gebildet wird, kann man noch den im Plasma liegenden Rest des Nucleolus wahrnehmen. Er wird allmählich immer kleiner und blasser und verschwindet zuletzt. Dies fällt meist mit der Ausstossung des 1. Richtungskörpers zeitlich zusammen, doch kann auch noch später, wenn schon das 2. Richtungskörperchen gebildet wird, ein kleiner Rest des sich auflösenden Keimflecks vorhanden sein. Das Aufgehen desselben im Plasma ist nicht mit besondern morphologischen Vorgängen verbunden, es ist wohl einfach als eine Zersetzung und Diffusion seiner Substanzen aufzufassen. Solange der Nucleolus zur Beobachtung gelangt, behält er seinen vacuoligen Bau bei. Bald sind es nur wenige grössere Vacuolen mit breiten, schwach gefärbten Umrahmungen (Fig. 18a), bald viele kleine, wobei aber auch hier und da eine grössere darunter ist (Fig. 18b u. c). Gegen Schluss der Auflösung wird der

vacuolige Bau immer undeutlicher, und man sieht schliesslich nur noch eine kleine, sehr blasse, homogene Kugel. Nach 2—2$^1/_2$ Stunden ist auch dieser letzte Rest des Nucleolus verschwunden.

Das Fortbestehen des Keimflecks im Cytoplasma nach der Auflösung des Keimbläschens wurde schon früher mehrmals beobachtet und beschrieben. Zum ersten Mal wurde dieses Verhalten meines Wissens von Häcker bei der ersten Reifungstheilung des *Aequorea*-Eies gefunden und später von demselben auch beim Seeigelei angegeben. Bei *Myzostoma* wurde das Uebertreten des Nucleolus in das Zellplasma übereinstimmend von Wheeler (97) und Kostanecki (98) gefunden. Neuestens beschrieb noch Obst (99) in den Eiern von *Limax maximus* neben der 1. Richtungsspindel einen grossen, kugligen, von zahlreichen Vacuolen durchsetzten Nucleolus. Die zahlreichen Vacuolen verschmelzen zu einer einzigen im Centrum liegenden. Nach Bildung des 2. Richtungskörpers war das Gebilde verschwunden.

Alle diese Forscher brachten den Nucleolus nicht in Beziehung zu der Chromosomenbildung, sondern folgern gerade aus seinem Persistiren neben der fertigen Spindel, dass er nichts mit der Entstehung dieser Gebilde zu thun habe. Häcker führt das Uebertreten des Keimflecks ins Plasma und seine dortige Auflösung mit an zur Begründung seiner „Kernsecret-Theorie" der Nucleolen. Beim *Echinus*-Ei constatirt er selbst bei dem Metanucleolus — so nennt er von nun an den Keimfleck — den Schwund der früher vorhandenen centralen Vacuole. Nun aber List (99) nachgewiesen hat, dass dieses centrale Gebilde keine Vacuole ist, sondern chromatische Substanz, was ich selbst nach eigenen Untersuchungen bestätigen konnte, so kann man daraus wohl den Schluss ziehen, dass dieses Chromatin bei der Ausbildung der Chromosomen Verwendung gefunden habe. Auch Obst sagt ausdrücklich von *Limax*, dass bei dem neben der in Ausbildung begriffenen Spindel im Zellplasma liegenden Nucleolus die Substanz fehle, welche beim Keimbläschen den kleinern Theil seiner Masse ausmachte. Obwohl er dies zugiebt und die Auflösung des Keimbläschens nicht beobachten konnte, spricht er doch von der „Thatsache, dass, wie bei andern Arten, auch bei *Limax* der Nucleolus offenbar nicht zur Ausbildung des Chromatins verwendet wird". Das Fehlen der einen Substanz beim Metanucleolus von *Limax* macht nun im Vergleich mit meinen Befunden auch für dieses Object gerade das Gegentheil der oben citirten Behauptung wahrscheinlich, dass nämlich auch hier die verschwundene Substanz zur Bildung der Chromosomen aufgebraucht wurde. Ich kann daher in dem Weiterbestehen des Keim-

flecks im Plasma durchaus nichts Beweisendes erblicken für die Verneinung der Beziehungen zwischen Nucleolus und Chromosomen; vielmehr scheinen mir besonders die näher ausgeführten Fälle von *Psammechinus* und *Limax* eine solche Deutung nicht bloss zuzulassen, sondern sogar zu verlangen.

Ueber Plasmastrahlung und Spindelbildung will ich nur wenige Worte hinzufügen. In der Mitte der erst einfach auftretenden Strahlung liegt ein Centrosom oder, besser gesagt, ein Centralkorn. Die Strahlung kommt zu Stande durch die radiale Einstellung des Gerüst- oder Maschenwerks, was wohl durch die im Centrosom wirkenden Kräfte veranlasst wird. Dabei werden die Querverbindungen weniger deutlich, sind aber immer noch gut sichtbar, und die Körnchen werden aus dem Umkreis des Centrosoms verdrängt. Gegen den Nucleolus hin bilden sich schon frühzeitig stärkere Fasern aus; auch sie sind keinesfalls echte Fasern, sondern bieten diesen Anblick in Folge der Verdickung der Radialwände des centrirten Protoplasmas. Auch hier sind die Querwände stets zu sehen. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass ein Theil der Plastinsubstanz, die sich mit den Chromosomen vom Nucleolus ablöst, mit zur Verdickung der Radialwände verwendet wird. Man vergleiche hierzu die Abbildungen 4—15. Später theilt sich die Strahlung, und es entsteht eine Doppelstrahlung, wobei sich die beiden Systeme Anfangs häufig überkreuzen. Diese Ueberkreuzung findet auch statt bei den Spindelfasern, die nun gleichfalls von beiden Centren aus ihren Ursprung nehmen. Die Fasern der beiden Systeme, die sich nach dem Nucleolus richten, bilden dort einen spitzen Winkel, wo die Chromosomen liegen. Indem die Centrosomen weiter aus einander rücken, wird dieser Winkel immer stumpfer, die dortige Ueberkreuzung der Fasern verliert sich immer mehr, bis diese ganz in einander übergehen und eine nach dem Nucleolus hin stark ausgebuchtete Spindel entsteht, bei welcher aber immer noch die Querwände zu sehen sind. Hieraus entsteht weiter dann die normale Spindel (Fig. 16, 17). Der Bau und die Entstehung dieser Spindel erklärt sich in einfachster Weise durch Annahme der Bütschli'schen Wabentheorie und durch die Centrentheorien der Zelltheilungsmechanik, die im Anschluss daran von Bütschli, v. Erlanger und Rhumbler (99) weiter entwickelt wurden.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

Zum Schluss wollen wir die wichtigsten Resultate nochmals kurz zusammenfassen. Während der Wachsthumsperiode des Ovarialeies

vollziehen sich „vegetative Kernveränderungen“, bestehend in Vertheilung der chromatischen Substanz im Kern und Ansammlung derselben im Nucleolus. Bei *Asterias glacialis* ist am Schluss dieser Periode alles Chromatin und Plastin im Nucleolus vereinigt, und aus demselben entstehen dann nach der Entleerung ins Wasser unter Herantritt einer Strahlung und Auflösung des Keimbläschens die Chromosomen der ersten Richtungstheilung.

Ausser den Befunden von Carnoy u. Lebrun (99) bei Urodelen ist diese Wiederbestätigung der Befunde O. Hertwig's (78) die einzige genauere Darstellung einer Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus beim Ei der Metazoen in neuerer Zeit. Bei den Tritonen liegen die Verhältnisse weit verwickelter als bei *Asterias*, und die Carnoy'sche Darstellung lässt nicht sicher erkennen, ob die angenommene Reihenfolge der Stadien auch die richtige ist. Das ist auch der Haupteinwand, den man gegen dieselbe machen kann. Von einem derartigen Einwand kann bei *Asterias* nicht die Rede sein. Die Reihenfolge der Stadien ist absolut sicher, und die Verhältnisse sind zudem von einer Einfachheit, die vielfach an Protozoen (*Actinosphaerium*) erinnert. Carnoy ist in seinen Folgerungen sehr weit gegangen; er hält damit die mit der Reife im Zusammenhang stehenden Theorien, die sich an die Namen Boveri, Weismann, Häcker etc. knüpfen, alle für widerlegt. Dies ist jeden Falls etwas zu radical vorgegangen. Aber eins lässt sich auf Grund meiner Befunde im Verein mit denen Carnoy's (99) und R. Hertwig's (98) mit Sicherheit aussagen, dass sich dieselben nie ohne Zwang mit der Annahme einer Individualität und damit auch qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen in Einklang bringen lassen. Ausserdem halte ich die „Kernsecrettheorie der Nucleolen“ von Häcker dadurch für widerlegt, wenn ich auch nicht in Abrede stellen will, dass vielleicht nucleolusartigen Bildungen bei andern Objecten derartige Aufgaben zukommen.

Literaturverzeichniss.

Böhmig, L. (98), Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen, in: Z. wiss. Zool., V. 64, 1898.

Carnoy et Lebrun (99), La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in: La Cellule, V. 16, 1899.

Doflein, Fr. (99), Ueber Eibildung und Eiablage von Bdellostoma stouti Lock., in: Festschr. Kupffer, Jena 1899.

— (1900), Zell- und Protoplasmastudien. I. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zelltheilung nach Untersuchungen an Noctiluca und andern Organismen, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1900.

Häcker, V. (93), Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. II. Ueber die Function des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen der Keimbläschen, in: Arch. mikr. Anat., V. 42, 1893.

— (99), Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.

Hertwig, O. (78), Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, III. Theil, in: Morph. Jahrb., V. 4, 1878.

— (90), Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden, in: Arch. mikr. Anat., V. 36, 1890.

Hertwig, Rich. (99), Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni, in: Abh. bayr. Akad. Wiss., 2. Cl., V. 29, Abth. 3.

Korschelt, E. (95), Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis, in: Z. wiss. Zool., V. 60, 1895.

v. Kostanecki, K. (98), Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum, in: Arch. mikr. Anat., V. 51, 1898.

List, Th. (96), Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12, 1896.

Montgomery, Thos. H. (99), Cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: Journ. Morphol., V. 15, 1899.

Obst, P. (99), Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoideen, in: Z. wiss. Zool., V. 66, 1899.

Rhumbler, L. (99), Allgemeine Zellmechanik, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 18, 1899.

Schaudinn, Fr. (99), Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn., in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, Anh., 1899.

Wheeler, Wm. (98), The maturation, fecundation and early cleavage of Myzostoma glabrum, in: Arch. Biol., V. 15, 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 42 u. 43.

Allen Abbildungen sind Schnittpräparate von Eiern von *Asterias glacialis* zu Grunde gelegt. Die Figg. 1—3, 6, 7, 10, 16—18 sind bei Zeiss $^1/_{18}$ homogene Immersion und Compensationsocular 4, die übrigen bei Zeiss $^1/_{12}$ homogene Immersion und Compensationsocular 8 mit dem Abbe'schen Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1. Keimbläschen eines Ovarialeies. Ein Hauptnucleolus und ein Nebennucleolus, Chromatin zum grössten Theil im Kern zerstreut. Conservirung: Eisessig-Sublimat. Färbung: List's Methode und Delafield's Hämatoxylin.

Fig. 2. Abschnitt des Keimbläschens eines Ovarialeies mit Keimfleck, der alles Plastin und Chromatin enthält. Conservirung: Eisessig-Sublimat; Färbung: Delafield's Hämatoxylin.

Fig. 3. Abschnitt des Keimbläschens eines reifenden Eies 20 Minuten nach Entleerung ins Meerwasser. Keimfleck wie bei Fig. 2. Conservirung: Sublimat; Färbung: Delafield's Hämatoxylin.

Fig. 4—15. Abschnitte aus reifenden Eiern, welche die Bildung der Chromosomen aus dem Nucleolus und die Auflösung des Keimbläschens veranschaulichen. Fig. 4—8 sind entworfen nach Präparaten von Eiern, die nach 40 Minuten, Fig. 9—15, die nach 50 Minuten conservirt sind, von der Entleerung ins Meerwasser an gerechnet. Conservirung: Sublimat oder Pikrinessigsäure; Färbung: Fig. 4, 8, 11—15 Delafield's Hämatoxylin; Fig. 9 u. 10 List's Berlinerblau-Methode und Boraxkarmin.

Fig. 16 u. 17. Abschnitte aus reifenden Eiern, 60 Minuten nach der Entleerung. In Ausbildung begriffene Spindel und Metanucleolus im Plasma. Conservirung: Sublimat; Färbung: Fig. 16 Delafield's Hämatoxylin, Fig. 17 Heidenhain's Hämatoxylin.

Fig. 18. In Auflösung begriffene Nucleolen ca. $1^1/_2$ Stunde nach der Entleerung der Eier. Conservirung: Sublimat; Färbung: Delafield's Hämatoxylin.

Lebenslauf.

Am 7. Juni 1876 wurde ich zu Lauterecken in der Rheinpfalz geboren. Nach Absolvirung des Gymnasiums meiner Vaterstadt, Neustadt a. d. Hardt, bezog ich im Herbste 1895 die Forstliche Hochschule in Aschaffenburg, wo ich hauptsächlich Naturwissenschaften studirte. Nach Ablegung der Examina in Aschaffenburg im Sommer 1897 widmete ich mich dann in München ganz dem Studium der Naturwissenschaften, speciell der Zoologie und Geologie. Meine Lehrer waren die Professoren Hertwig, von Zittel, Hofer, Rothpletz, von Lommel und die Privatdozenten Dr. Pompecky und Dr. Maas. Im November 1899 kam ich als Assistent des zoologischen Museums nach Strassburg, musste aber krankheitshalber im Juli 1900 diese Stelle wieder aufgeben. Seit October 1900 arbeitete ich wieder im zoologischen Institut in München.

München, Weihnachten 1900.

Max Hartmann.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.